

UNIVERSITÉ LAVAL

Faculté de Foresterie et de Géomatique
Département des Sciences du Bois et de la Forêt

Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux

tiré-à-part de la revue
AGROSOL, VOL 6 (2), pp 36-43

«RÔLE DE LA MÉSOFAUNE DANS LA DYNAMIQUE DE TRANSFORMATION DE LA MATIÈRE LIGNEUSE APPLIQUÉE AU SOL»

par

Louis Larochelle, Fernand Pagé, Chantal Beauchamp et Gilles
Lemieux

décembre 1993

Publication n° 80

<http://forestgeomat.for.ulaval.ca/brf>

édité par le

Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux

UNIVERSITÉ LAVAL

Département des Sciences du Bois et de la Forêt

Québec G1K 7P4

QUÉBEC Canada

LA MÉSOFAUNE COMME INDICATEUR DE LA DYNAMIQUE DE TRANSFORMATION DE LA MATIÈRE LIGNEUSE APPLIQUÉE AU SOL

L. Laroche¹, F. Pagé², C. Beauchamp³ et G. Lemieux⁴

RÉSUMÉ

La mésofaune peut servir d'indicateur de l'effet d'un amendement ligneux sur la dynamique de la minéralisation et de l'humification de la matière ligneuse dans le sol. La mésofaune est principalement fongivore et la matière ligneuse passe nécessairement par un stade d'attaque fongique lorsqu'elle est appliquée au sol. L'activité de la mésofaune peut refléter la quantité et la qualité des champignons croissant sur les matières ligneuses. Ces champignons lignolytiques n'agissent sur le substrat qu'en dessous d'un seuil azoté, mais ne sont consommés et minéralisés par la mésofaune, que dans la mesure où ils contiennent un taux acceptable de protéines. La présence d'une mésofaune fongivore abondante permet la remise en circuit de l'azote et sa mise en disponibilité pour les plantes. Aussi, favorise-t-elle la participation de d'autres chaînes trophiques au sein des processus de minéralisation et d'humification de la matière organique ligneuse.

Mots clefs: *pédofaune, mésofaune, microarthropodes, collemboles, acariens, champignons, lignine, azote, minéralisation, humification, bois raméal fragmenté.*

INTRODUCTION

Les organismes du sol sont largement définis par leur rôle écologique de «décomposeurs». Parmi ceux-ci, la mésofaune, constituée d'organismes dont la taille varie entre 0,1 et 2 mm, joue un rôle important dans la transformation de la matière organique du sol, le cyclage des nutriments des plantes, et l'amélioration des propriétés physiques du sol [Swift & al., 1979]. La mésofaune regroupe les acariens, les collemboles, les enchytréides et les isoptères. Les acariens et les collemboles, aussi appelés «microarthropodes», sont typiques du système trophique dit «mésotrophe». En fait, ce sont des organismes confinés aux macropores du sol ou à l'intérieur de résidus organiques, là où croissent préférentiellement les populations fongiques. Ils se retrouvent surtout dans les couches superficielles du sol, les plus riches en résidus végétaux, mais plus en profondeur également à proximité de débris de racines. La morphologie des diverses espèces de collemboles et d'acariens s'est développée en fonction des microhabitats et de leur profondeur dans le sol [Butcher & al., 1971]. Ils n'ont pas la capacité des vers de terre d'ingérer la matière minérale, et ainsi de modifier directement de façon importante la structure du sol minéral. Le rôle de la mésofaune s'exerce principalement sur la transformation des résidus organiques et le cyclage des nutriments [Seastedt, 1984].

La densité de microarthropodes varie de 50 000 m⁻² ou moins sous les tropiques [Seastedt, 1984], à près de 300 000 m⁻² dans plusieurs forêts

tempérées [Winter et al.,1990] et boréales [Seastedt,1984]. Les sols agricoles, moins riches en résidus organiques et sujets à divers types d'aménagements, voient leur nombre diminué lorsque comparé au sol forestier d'origine [Ghilarov, 1975, Winter et al.,1990].

Nous analyserons à la lumière des travaux de plusieurs chercheurs, le rôle de la mésofaune, et plus particulièrement celui des collemboles et des acariens, sur la décomposition de la matière organique, mais surtout de la matière ligneuse. Seront également discutés leurs rôles dans le cyclage des éléments nutritifs, plus particulièrement celui de l'azote, et leur influence sur l'activité microbienne. Étant donné que la densité des microarthropodes a été corrélée positivement à une amélioration de la qualité de la ressource, puis à la productivité foliaire, radiculaire et microbienne [Heal & Dighton,1985; Seastedt,1984; Seastedt & al., 1988], nous chercherons également à voir de quelle manière la mésofaune pourrait contribuer à accroître la fertilité des sols agricoles.

RÔLES DE LA MÉSOFAUNE

Comminution des résidus organiques

Dans un premier temps, les microarthropodes du sol influencent la décomposition de la matière organique, principalement grâce à la comminution des substrats organiques [Parkinson, 1982]. La comminution est la fragmentation et la restructuration physique de la matière organique par la mastication. En effet, la plupart des collemboles, des acariens oribates et astigmatés non-parasites ont des pièces buccales capables de fragmenter les résidus organiques, tout en se nourrissant des microorganismes adhérant à leurs surfaces (microphytophages). Seuls les acariens prostigmatés et mésostigmatés ne peuvent ingérer de grosses particules de nourriture, car leurs pièces buccales sont adaptées à percer les tissus [Butcher & al., 1971]. Ces deux derniers groupes sont mycophages ou prédateurs de la micro (< 0,1 mm) et de la mésofaune [Seastedt, 1984], et jouent un rôle moins important dans les processus comminution.

Les boulettes fécales, de 50 à 100 µm de diamètre, issues de l'ingestion des résidus par la mésofaune responsable de la comminution, s'agglomèrent dans le sol en agrégats de 1mm ou plus de diamètre. Ce phénomène, restreignant l'accessibilité de l'hyphe fongiques à la surface des agrégats, tend à inhiber l'activité fongique à l'intérieur de ceux-ci et à favoriser l'activité bactérienne [Hanlon,1981]. Toutefois ces hyphes seraient, avec les polysaccharides, le facteur de formation de plus gros agrégats, les petit agrégats fécaux agissant comme noyaux des agrégats du sol [Tisdall & Oades,1982]. La comminution, en augmentant l'unité de surface du substrat, va

favoriser l'activité bactérienne, et ainsi faciliter une décomposition plus avancée des résidus [Swift et al., 1979, Anderson, 1988].

Dissémination microbienne

L'action des microarthropodes, se fait également par un prélèvement régulier des champignons présents sur les résidus organiques. Ils assurent ainsi une régulation des populations fongiques dans le sol. De plus, étant donné leur grande mobilité, ils assurent également une dissémination du mycélium, des spores fongiques et des bactéries, permettant ainsi l'infection plus rapide de zones encore peu attaquées [Touchot & al., 1982]. Pherson et Beattie (1979) ont démontré, grâce à l'extraction d'acariens et de collemboles d'une grande variété d'habitats, que ce rôle est important pour la dissémination des champignons. Ils trouvèrent sur les microarthropodes de chacun des habitats une vingtaine d'espèces de champignons, lesquelles reflétaient généralement les genres les plus communs de ces habitats. Plusieurs de ces espèces ont la capacité de croître rapidement et de sporuler, ressemblant ainsi aux stratégies de type «r».

Composition de la microflore

Le broutage des champignons par les acariens et collemboles peut affecter la composition de la microflore. Les expériences en laboratoire ont généralement démontré un broutage préférentiel des champignons par les acariens [Mitchell & Parkinson, 1976] et les collemboles [Newell, 1984]. Ils ont également montré que parmi les champignons, ils avaient des préférences pour certaines espèces. Dans une étude en microcosme sur une litière de *Populus tremuloides*, l'activité de broutage sélectif des champignons par les collemboles diminua l'activité du fungus de type colonisateur, en faveur de celle d'un basidiomycète ayant le potentiel lytique de transformer la litière [Parkinson & al., 1979]. Le broutage sélectif des champignons dans les premiers stades de succession fongiques permet de réaliser une accélération de ces stades de succession [Visser, 1985].

Elkins & Whitfoed (1982) ont montré qu'une densité modérée de collemboles permet l'augmentation de l'activité fongique, alors que de fortes densités produisent l'effet contraire, suggérant un optimum apparent d'intensité de broutage sur l'activité fongique. Lorsque brouté modérément, le champignon passerait d'une croissance lente et tapie à rapide et aérienne [Hedlund & al., 1991]. Ce deuxième type de développement des l'hyphes a la préférence des collemboles. Par contre, sous certaines conditions, un broutage intensif occasionnerait un ralentissement de leur croissance, permettant ainsi aux bactéries d'avoir un avantage compétitif [Hanlon & Anderson 1979].

Minéralisation de l'azote

C'est grâce à la décomposition de la matière organique que les organismes saprophytes se procurent l'énergie et les nutriments requis pour le maintien de leur croissance et de leur reproduction [Dommergues et Mangenot, 1970]. L'activité de ces organismes est directement reliée à la disponibilité de l'azote dans la matière organique [Anderson & Ineson 1983]. Au cours des processus de décomposition, l'azote est immobilisé par les organismes édaphiques jusqu'à ce que le rapport C/N de la ressource diminue et atteigne celui des tissus microbiens, soit généralement entre 10 et 20, selon les organismes et les conditions de croissance. C'est à ce niveau que l'azote sera minéralisé et servira à approvisionner les plantes supérieures. Au cours de cette étape, l'azote est relâché des tissus microbiens par autolyse, voir même lyse, grâce à l'action d'autres organismes, ou sous l'action des processus abiotiques cycliques «humectation-dessiccation» (hygroturbation) et «gel-dégel» (cryoturbation) [Witkamp & Frank, 1970].

Cependant, Edmonds (1987), étudiant la décomposition de litière de rameaux, de cônes, et de branches dans quatre écosystèmes forestiers, a conclu que le seuil critique d'immobilisation était atteint avec des rapports C/N >100/1 pour les rameaux et >300/1 pour les branches et le tronc. Il nota, en effet que le taux de décomposition de la matière ligneuse variait de façon inversement proportionnelle au rapport lignine/azote. À mesure que ce rapport augmente, le seuil d'immobilisation, évalué par le rapport C/N, augmente.

L'azote peut également être minéralisé à des rapports C/N relativement élevés, grâce à l'action de broutage de la microflore par les microarthropodes. En effet, cette activité de broutage permet un recyclage rapide d'une partie importante de l'azote [Seastedt, 1984]. En se nourrissant de la microflore, la mésofaune répond au besoin de soutenir son activité métabolique. Au cours de ce processus, l'azote non utilisé par l'organisme est retourné au sol par leurs excréments. Ceux-ci contiennent de 200 à 300 fois plus de bactéries viables et un nombre plus grand de bactéries ammonificatrices que le sol avoisinant. Ils contiennent également une forte concentration d'ammonium provenant en partie de l'ammonification des hyphes ingérés par les microarthropodes. L'immobilisation bactérienne de ces sources d'azote est limitée en raison de la faible concentration en carbone disponible. [Anderson & al., 1983].

D'une manière générale, sous des conditions climatiques tempérées, la minéralisation de l'azote par les processus biotiques serait plus importante que par les processus abiotiques [Shields et al., 1973]. De plus, les expériences en microcosmes réalisées par Anderson & al. (1981), Anderson & Ineson (1983), Anderson & al. (1985), Persson (1989) et Verhoef

& **Brussaard (1990)** suggèrent un rôle important joué par la mésofaune du sol dans la minéralisation de l'azote. Dans les sols acides des forêts de pins de Suède, [**Persson, 1983**] a estimé que la faune, en raison d'une biomasse de 1-7 g (poids sec) m⁻² (en comparaison à 120 g m⁻² de champignons et 39 g m⁻² de bactéries), contribue entre 10 et 49 % de la minéralisation nette annuelle de l'azote. Soixante-dix pourcent de cette contribution viendrait des excréments des bactériophages et fongivores. Par ailleurs, une expérience sur la litière d'une forêt de pins noirs (*Pinus nigra*) a été conduite afin d'évaluer l'effet des collemboles sur la dynamique de l'azote. En excluant les collemboles de la pédofaune d'origine, on a observé deux à trois fois moins d'azote libéré.

L'EFFET DE LA QUALITÉ DE LA MATIÈRE ORGANIQUE LIGNEUSE SUR LA MÉSOFAUNE

Quant un sol vierge est labouré, les horizons de surface sont détruits et la litière disparaît. Conséquemment, une partie des organismes qui dépendent de la litière et de l'humus, ne trouvant plus après le labour et les autres travaux de mise en culture les conditions nécessaires à leur existence, disparaissent rapidement [**Ghilarov, 1975**]. C'est pourquoi, les sols cultivés possèdent de 25 à 50% des espèces de la faune des sols forestiers [**Karg, 1967**].

En milieu agricole, la matière organique fraîche en compostage de surface, comparativement à l'application de compost, se caractérise par un apport énergétique plus élevé. C'est de cette matière organique fraîche dont s'alimenteront les organismes du sol, occasionnant ainsi sa minéralisation et son humification, de même qu'une amélioration des propriétés physiques du sol. Les éléments nutritifs sont ainsi maintenus en circulation. La matière organique fraîche est donc perçue comme nourriture, et à ce même titre, pourra être plus ou moins sapide pour certains groupes d'organismes. Nous parlons alors de qualité de la matière organique fraîche.

Les débris végétaux et animaux se retrouvant dans le sol, représentent la ressource initiale sur laquelle les structures trophiques du sol (organisation de la chaîne alimentaire du sol) se développent. La qualité de cette ressource influence le type et le rythme de croissance de la microflore, et donc, de la faune brouteuse s'y nourrissant. La qualité de la matière organique est donc sélective d'une flore saprophyte pouvant s'y accommoder, et à son tour, une faune caractéristique à cette microflore se développera. [**Parkinson, 1988**]. La qualité alimentaire des matières ligneuses, pour les organismes du sol, peut se définir par sa teneur en lignine, sa concentration en nutriments, la présence de composés phénoliques, et enfin, par son arrangement physique.

La matière ligneuse

La lignine est une substance aromatique qui résulte de la polymérisation de sous-unités de phényles propanoïdes. Cette molécule complexe sert de liant entre les membranes cellulaires et confère aux plantes leur rigidité. De plus elle diminue la perméabilité des tissus, réduisant ainsi leur susceptibilité aux pathogènes. L'unité structurale de base de la lignine est soit formée d'un anneau aromatique lié à un groupe méthoxyle (alcool coniférylique) donnant la lignine guaiacyle des Gymnospermes, ou liée à deux groupements méthoxyles (alcool sinapylique) formant la lignine syringuile typique des Angiospermes. La lignine des plantes herbacées est composée en majorité de monomères phényles propanoïdes, sans groupements méthoxyles (alcool coumarylique).

D'une manière générale, il est admis que les sucres, la cellulose, et les protéines sont utilisés à des fins nutritionnelles et énergétiques, ce qui occasionne une perte importante du carbone initial, sous la forme de CO₂. Lorsque le pH, la richesse en bases et l'humidité sont favorables, les microorganismes utilisent une partie seulement du carbone de la lignine pour assurer les processus de respiration et de nutrition [Martin et al. 1980], l'autre partie est décomposée en diverses substances carbonées. Ces dernières formeront des matières humiques stables sous l'action de processus physico-chimiques adéquats [Dommergues et Mangenot, 1970, Statt et al., 1983, Hopkins et Shiel, 1991].

Toutefois, la lignine est plus réfractaire à l'attaque microbienne que les hydrates de carbone qu'elle entoure, nécessitant une microflore particulière afin d'assurer la minéralisation et l'humification. Chez les Angiospermes, la décomposition des hydrates de carbone ne peut être effectuée avant celle de la lignine. Celle-ci est en effet distribuée dans la membrane cellulaire secondaire et dans la lamelle médiane (région intercellulaire et membrane primaire). Elle est disposée en spirales et intimement liée à l'hémicellulose, toutes deux entourant les fibres de cellulose [Rayner & Boddy, 1988]. Les champignons de la carie blanche, appartenant majoritairement aux basidiomycètes [Tate, 1987, Rayner & Boddy, 1988, Eriksson & al., 1990], sont les plus efficaces pour réaliser de travail. D'autres groupes de champignons, tels ceux des pourritures brunes, et les pourritures molles, ainsi que les actinomycètes, et les bactéries, ont également, la capacité de minéraliser partiellement la lignine [Eriksson & al., 1990] mais à une intensité moindre et sous des conditions particulières. Chez les Gymnospermes, la conformation de la lignine limite sa décomposition aux pourritures brunes. La décomposition de la lignine est alors plus lente et souvent incomplète. Chez les herbacées, la lignine n'est pas aussi étroitement associée à l'hémicellulose, comme c'est le cas des Angiospermes et des Gymnospermes. La décomposition de la paille y est donc moins limitée par la

présence de la lignine.

La dégradation de la lignine dépend de l'action enzymatique. Cette action permet la formation de noyaux benzéniques qui, par condensation avec d'autres molécules organiques, donnent naissance aux substances humiques. Le degré de condensation de ces molécules varie en fonction du nombre, de la nature, et de la position des radicaux libres, c'est-à-dire des groupements accepteurs d'électrons carboxyles (-COOH), et des groupement donneurs d'électrons hydroxyles (-OH) et méthoxyles (-OCH₃). Les groupement méthoxyles sont les plus favorables à la formation de complexes humiques condensés (acides humiques), alors que les groupements carboxyles sont les moins favorables [Lehman & Cheng, 1988]. Rappelons que la lignine des Angiospermes ligneuses contient plus de groupements méthoxyles que celle des Gymnospermes, alors que celle des Angiospermes herbacées n'en contient pas. L'action enzymatique des champignons responsables des caries blanches responsables de la transformation de la lignine des Angiospermes, serait moins déméthoxylantes que celle des pouriture brune [Kirk, T.K., 1984]. Les produits de transformation de la lignine, chez les Angiospermes ligneuses, serait donc plus favorables à la formation d'acides humiques que celle des Gymnospermes et des Angiospermes herbacées.

La présence de la lignine ne suffit pas à induire la ligninase ou lignine peroxidase [Leisola & Waldner 1988]. On observe souvent, pour plusieurs espèces de champignons des caries blanches, que la lignolyse est inhibée en présence d'une trop grande ou trop faible concentration d'hydrates de carbone, tout comme certains éléments dont le soufre et l'azote [Rayner & Boddy, 1988, Erikson & al., 1990]. Ainsi, l'ajout au sol d'engrais ammoniacaux, pourrait inhiber le système lignolytique. Les nitrates sont une source faiblement utilisée par les microorganismes, et ne semblent pas interférer avec la lignolyse [Rayner & Boddy 1988].

Les éléments nutritifs

L'abondance de la faune dans un sol est déterminée par la qualité de la ressource et, plus spécifiquement, par la production de tissus microbiens de bonne qualité lui servant de nourriture [Swift & al., 1979]. La faune du sol, quoique moins spécialisée dans son mode d'alimentation que la microflore, s'alimentera à ceet dernière dans la mesure où elle est sapide ou «digestible». Cette sapidité déterminée le type de microflore (certaines espèces ou genres n'étant pas consommés) et par sa qualité nutritionnelle. Ainsi est défini le «statut nutritionnel» de la matière organique.

Si la matière organique est pauvre en nutriments, particulièrement en

azote comme c'est le cas de certaines pailles et sciures, les microorganismes et plus dont les champignons, auront une faible teneur protéique. Cette productivité secondaire ne constituera pas une source de nourriture favorable à la faune [Hanlon, 1981; Booth & Anderson, 1979; Parkinson 1988]. Les champignons étant peu ou pas consommés par la pédofaune du niveau trophique supérieur pourra continuer à exploiter la ressource, mais les nutriments immobilisés au sein de leurs tissus, auront une moins grande disponibilité pour la plante en fonction du temps. Lorsque la ressource est riche en nutriments, l'intense prédation de la mésofaune, rend disponible plus rapidement les nutriments et stimule l'activité fongique, accélérant ainsi, sa minéralisation et son humification.

La teneur en azote de la matière ligneuse varie selon la plante, l'âge de la plante, les tissus qui la composent, le stade de développement et le milieu environnemental. Généralement, on retrouve plus d'azote et de nutriments dans les tissus d'Angiospermes que dans ceux des Gymnospermes. Il en va de même pour les branches que pour les troncs [Hendrickson,1987]. On constate également des différences et dans les tissus périphériques (cambium et xylème actif) que dans l'aubier [Merrill & Crowling, 1966]. l'azote est également plus abondant dans les tissus en début de saison de croissance plutôt qu'en fin [Grigal & al. 1976], et en milieux fertiles qu'en milieux pauvres.

Les composés phénoliques

L'activité et le comportement des organismes édaphiques sont également influencés par d'autres composantes de la matière organique que sa teneur en nutriments et sa source énergétique. Certains composés, dits de métabolisme secondaire, produits par les végétaux par stratégie allélopathique ou en réponse au stress, peuvent modifier leur qualité alimentaire en regard des organismes du sol. Globalement, il est possible de distinguer trois grandes classes de métabolites secondaires: les composés aromatiques ou phénoliques, les terpénoïdes et stéroïdes, et les alcaloïdes. Parmi ceux-ci, les composés phénoliques, et particulièrement les tannins, sont tenus responsables de la faible sapidité de certaines litières pour la faune [Swift & al., 1979]. Les terpénoïdes, présents dans les tissus de Gymnospermes et sont également une source antibiotique considérable pour les organismes du sol.

Les composés phénoliques sont des substances possédant un noyau aromatique portant un ou plusieurs groupements hydroxyles. Ils sont synthétisés par les cellules sénescents du parenchyme, à partir d'hydrates de carbone précurseurs provenant des cellules vivantes plus superficielles, pour ensuite diffuser dans les membranes cellulaires du duramen.

La présence de métabolites secondaires peut limiter la disponibilité d'un

substrat de haute qualité [Heal & Dighton, 1985]. Il existe une corrélation inverse entre l'activité de la mésofaune et la concentration en composés phénoliques des feuilles d'Angiospermes feuillus en fonction du temps. La litière qui tombe au sol à l'automne peut contenir de fortes concentrations de composés phénoliques. Le lessivage et la décomposition de ces composés par les microorganismes ont lieu surtout à l'automne et au cours des mois d'hiver [Heath & King, 1964 et King & Heath, 1967]. C'est pourquoi, plusieurs animaux du sol ne broutent qu'au printemps. Il faut toutefois préciser que la qualité, plus que la quantité des composés phénoliques, détermine la sapidité des résidus organiques pour la faune (c'est-à-dire l'acide gallique et protocatéchuique) [Heath & King, 1964]. En plus d'affecter spécifiquement la communauté bioédaphique, les composés phénoliques, sont impliqués dans de nombreux processus physico-chimique de chélation des métaux, participant ainsi à la podzolisation [Bloomfield, 1957].

C'est probablement en relation avec la décomposition du bois que les composés phénoliques ont la plus grande influence sur les décomposeurs. Bien que la faible teneur en nutriments et en carbone soluble et la forte teneur en lignine aient un rôle à jouer dans la résistance du bois à la décomposition, la principale source de résistance est attribuée aux composés phénoliques provenant du duramen [Sheffer & Cowling, 1966].

D'après Muller & al. (1987), les composés phénoliques produits le sont en plus grandes quantités et de composition plus diversifiée par les plantes croissant sur ses sols pauvres et acides que sur des sols fertiles et neutres. Ils forment avec les protéines, des complexes appelés tanins, d'autant plus résistants que les sols sont pauvres et acides [Swift & al., 1979].

Les propriétés physiques de la matière ligneuse

Les propriétés physiques de la matière ligneuse présentent des variations qui peuvent influencer son accessibilité aux organismes du sol. La texture de la surface externe, la porosité, et la surface de contact disponible semblent être les plus déterminantes. La surface cireuse, les tissus subérifiés, les gommes et les résines couvrent souvent la surface externe des plantes ligneuses, et représentent un obstacle à l'attaque des tissus vivants par les pathogènes. En contact avec le sol, cette surface externe demeure pendant un certain temps une barrière à la pénétration du substrat par les organismes saprophytes.

La porosité axiale du bois (vaisseaux et trachéides) constitue la voie de pénétration préférentielle des hyphes de champignons [Rayner & Boddy, 1988]. Cette porosité varie d'une essence à l'autre (30-500 μm), et peut faire l'objet de sélection de la part des champignons colonisateurs du bois. Par exemple, les

spores de certains champignons, trop volumineuses, ne pourront pénétrer dans le bois (i.e.: *Armillaria mellea* pour les conifères) [Hintikka, 1982]. Dans la mesure où les tissus se dégradent, la porosité augmente ainsi que le nombre de niches physiques disponibles pour la pédofaune [Swift, 1976].

La distribution des pores et la porosité totale du bois influencent également l'équilibre entre la diffusion des gaz et l'humidité, critique pour la croissance des champignons lignicoles. Cet équilibre dépend toutefois de la température, comme l'a démontré Boddy (1983), pour des branches de petit diamètres de *Fagus sylvatica*. À une température de 15°C, une teneur en eau de 150 à 170 %, sur une base de pois sec, provoqua une respiration fongique maximale, tandis qu'à 5°C la teneur optimale en eau fût élevée à 250%.

La relation entre la surface et le volume des particules d'une ressource influence sa décomposition. La «surface d'attaque» des fragments de la matière ligneuse conditionne le modèle de colonisation, en favorisant les organismes unicellulaires croissant en surface du substrat, par opposition aux formes mycéliennes pénétrantes (eg.: bactérie ou fungus).

En laboratoire, la fragmentation des litières stimule la respiration fongique [Hanlon, 1978], cependant, sous des conditions naturelles, l'agrégation de ces petites particules pourrait au contraire limiter la diffusion des gaz et créer des conditions anaérobiques [Griffin, 1972 in Swift & al., 1979]. Par ailleurs, les particules, dont la taille permettrait le maintien d'une certaine humidité, de même qu'une bonne diffusion des gaz, constitueraient un environnement plus stable pour les champignons. Ceux-ci seraient alors mieux protégés contre le broutage excessif de la mésofaune [Anderson & Ineson, 1983].

Le bois raméal

Le bois raméal provient de branches, d'arbres ou d'arbustes vivants, ayant un diamètre inférieur à 7 cm. La fragmentation et l'incorporation dans la couche superficielle des sols agricoles de ces rameaux fragmentés, est une application privilégiée du bois raméal. [Lemieux & al. 1988]. C'est dans les branches ou le tronc de petits diamètres que se retrouvent les teneurs les plus élevées en nutriments, et la concentration augmente de manière exponentielle avec la diminution du diamètre [Henrickson, 1987]. C'est aussi dans ce bois de petit diamètre que la lignine est la plus concentrée [Edmonds, 1987] et que les composés phénoliques y sont à leur plus bas niveau [Sheffer & Cowling, 1966]. Ces caractéristiques particulières du «bois raméal fragmenté» ou «BRF» en font un amendement de bonne qualité, favorisant à la fois la minéralisation graduelle des nutriments dans le sol, et l'humification d'une fraction importante du carbone.

La lignine des Angiospermes herbacées constitue environ 10% de leur poids. La lignine des bois constituent 25-36% chez les Gymnospermes et 18-25% chez les Angiospermes feuillus [Erikson & al., 1990]. Les Gymnospermes ayant une lignine difficilement dégradable et une teneur en produits antibiotiques élevée, les Angiospermes ligneuses et les herbacées sont utilisées en agriculture afin de maintenir ou même d'accroître la quantité de matière organique du sol. On utilise le bois de raméal chez des Angiospermes de préférence car, il possède un taux plus élevé de lignine que les pailles, mais aussi des teneurs plus élevées en pourcentage par poids sec de: N (0,25-2,5), P (0,05-0,5), K (0,5-2,0), Ca (0,2-1,5) et Mg (0,05-0,1), selon l'espèce, l'âge, la saison et le diamètre considéré [Hendrickson, 1987, Sauter & al., 1989, Grigal & al., 1976].

CONCLUSION

Les processus de minéralisation et d'humification de la matière ligneuse, et plus spécifiquement des bois raméaux, sont activés dans le sol par un grand nombre d'organismes souvent spécifiques à l'essence utilisée. Les BRF étant constitués de bois fragmentés, ils facilitent d'autant plus l'accès aux champignons lignolytiques, utilisateurs primaires de cette ressource. Ceux-ci, tirant profit du substrat, seront à leur tour sélectifs d'organismes prédateurs.

L'apport de BRF dans le sol permet donc le développement de chaînes trophiques. C'est la mésofaune fongivore, «brouteuse» qui, de mycéliums, qui sera favorisée. Ainsi, pourra-t-elle servir d'indicateur de l'intensité des processus de minéralisation et d'humification. Elle permettra également d'évaluer la capacité d'un amendement à entretenir une grande diversité biologique. La mésofaune, par la comminution de la matière organique et sa transformation dans les voies digestives, le broutage des microorganismes et la transmission de l'inoculum microbien à travers le système de la litière, intervient sur le transfert et la conservation des nutriments dans le sol.

La prédation et la dissémination des microorganismes sont les formes primaires du mutualisme non symbiotique entre les microarthropodes et les fungus. Lorsque les conditions nutritionnelles et que l'environnement physique sont favorables la prédation des champignons par la mésofaune, provoque, une augmentation de la densité des champignons ou de leur activité métabolique. Le développement de relations mutualistes entre les champignons et la mésofaune serait donc possible par l'apport de bois raméal.

L'abondance et la diversité de la mésofaune, suite à une incorporation de BRF, seraient le reflet des conditions physico-chimiques et de l'activité biologique du milieu, et plus particulièrement celle des champignons lignolytiques. L'abondance et la diversité de la mésofaune permettent

également d'évaluer l'importance de la formation d'une nouvelle ressource via les déjections de cette dernière. Celles-ci renferment des nutriments utilisables par les plantes et par d'autres systèmes trophiques tel celui des bactéries- protozoaires- vers de terre.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson, J.M., 1988.** Spatio-temporal effects of invertebrates on soil processes. *Biol. Fertil. Soils* **6**:216-227.
- Anderson, J.M., Huish, S.A., Ineson, P., Leonard, M.A. & Splatt, P.R., 1985.** Interaction of invertebrates, microorganisms and tree roots in nitrogen and mineral element fluxes in deciduous woodland soil. In: Fitter, A.H., ed., *Ecological interactions in soil*, Blackwell Sci. Publ. p. 377-392.
- Anderson, J.M. & Ineson, P., 1983.** Interactions between soil arthropods and microorganisms in carbon, nitrogen and mineral element fluxes from decomposing leaf litter. In: Lee, J.E., McNiell, S., & Ronson, J.H., eds., *Nitrogen as an Ecological Factor*, Blackell Scientific Publication, Oxford pp. 413-432.
- Anderson, J.M., Ineson, P. & Huish, S.A., 1983.** Nitrogen and cation mobilisation by soil fauna feeding on leaf litter and soil organic matter from deciduous woodland. *Soil Biol. Biochem.* **15** (4):463-467.
- Anderson, J.M., Leonard, M.A., Ineson, P. and Huish, S., 1985.** Faunal biomass; a key component of a general model of nitrogen mineralization. *Soil Biol. Biochem.* **17** (5): 735-737.
- Anderson, R.V., Coleman, D.C. and Cole, C.V., 1981.** Effects of saprotrophic grazing on net mineralization. In: Clark, F.E., Rosswall, T., eds., *Terrestrial nitrogen cycles*, *Ecol. Bull. Stockolm* **33**:201-216.
- Bloomfield, C., 1957.** The possible significance of polyphenols in soil formation. *J. Sc. Food and Agric.* **7**:389-392.
- Boddy, L., 1983.** Carbon dioxide release from decomposing wood: effect of water content and temperature. *Soil Biol. Biochem.* **15** (5): 501-510.
- Booth, R.G. & Anderson, J.M., 1979.** The influence of fungal food quality on growth and fecundity of *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae). *Oecologia* **38**:317-323.
- Butcher, J.W., Snider, R., Snider, R.J., 1971.** Bioecology of edaphic Collembola and Acarinas. *Ann. Rev. Entomol.* **16**:249-88.
- Dommergues, Y., Mangenot, F., 1970.** *Ecologie microbienne du sol*. Masson et Cie édit. Paris 796 pp.

- Elkins, N.Z. & Whitford, W.G., 1982.** The roles of microarthropods and nematods in decomposition in semiarid ecosystem. *Oecologia* **55**:303-310.
- Erikson, K.E.L., Blanchette, R.A. & Ander, P., 1990.** Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components. Spingler-Verlag publ., Berlin ,407 pp.
- Ghilarov, M.S., 1975.** General trends of changes in soil animal population of arable land. In: Jan Vanek ed., *Progress in Soil Zoology* p:31-39.
- Grigal, D.F., Ohmann,L.F., Brander, R.B., 1976.** Seasonal dynamics of tall shrubs in northeastern Minnesota: biomass and nutrient element changes. *Forest Sci.* **22**:195-208.
- Hanlon, R.D.G., 1981.** Influence of grazing by collembola on the activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentrations. *Oikos* **36**:362-367.
- Hanlon, R.D.G. & Anderson, L.M., 1979.** The effect of collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. *Oecologia* **38**:93-99.
- Heal, O.W. & Dighton, J., 1985.** Resource quality and trophic structure in soil system. In: A.H. Fitter ed., *Ecological Interactions in Soil*, Blackwell ScientificPubl. p. 339-354.
- Heath, G.W., and King, H.G.C., 1964.** Litter breakdown in deciduous forest soil. *4th Int. Congr. Soil Sci.* **3**: 879-987.
- Hedlund, H., Boddy, L. & Preston, C.M., 1991.** Mycelial responses of the soil fungus, *Mortierrella isabella*, to grazing by *Onichiurus ammatius* (collembola). *Soil Biol. Biochem.* **23** (4):361-366.
- Hendrickson, O., 1987.** Winter branch nutrients in northern conifers and hardwoods. *Forest Science* **33**: 1068-1074.
- Hintikka, V., 1982.** The colonisation of litter and wood, by basidiomycetes in Finnish forest. In: Frankland, J.C., Hedger, J.N. & Swift, M.J. eds., *Decomposer basidiomycetes, their biology and ecology*. Cambridge university Press, Cambridge, pp. 227-239.
- Hopkins, D.W. and Shiel, R.S., 1991.** Spectroscopic characterization of organic matter from soil with Mor and Mull humus forms. In: Wilson, W.S., eds., *Advances in soil organic matter research*, Cambridge, p.71-78.
- Karg, V.W., 1967.** Synökologische untersuchungen von bodenmilben aus forstwirtschaftlich und landwirtschaftlich genutzten böden. *Pedobiologia* **7**:198-214.
- King, H.G.C. & Heath, G.W., 1967.** The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. *Pedobiologia* **7**:192-197.
- Kirk, T.K., 1984.** Degradation of lignin. In: Paul, E.A., McLaren, A.D., eds., *Soil*

Biochemistry, 4 :399-437.

- Lehman, R.G. and Cheng, H.H., 1987.** Reactivity of phenolic acids in soil and formation of oxidation products. *Soil Sci.Soc. Am. J.* **52**:1304-1309.
- Leisola, M., & Waldner, R.,1988.** Production, characterisation and mechanism of lignin peroxidases. In: Zadrazil, F., Reiniger, P. eds., *Treatment of lignocellulosics with white rot fungi.* Elsevier Appl. Sci. pubs., New York. p. 37-42.
- Lemieux, G., Lachance, L. et Lapointe, A.R., 1988.** L'importance du bois raméal dans la «synthèse» de l'humus. Groupe de coordination sur les bois raméaux édit., Ministère de l'énergie et des ressources et Fac. de For. Univ. Laval pub. pp.29.
- Martin, J.P., Haider, K. and Kassim, G., 1980.** Biodegradation and stabilization after 2-years of specific crop, lignin and polysaccharides in soils. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* **44**:12150-1255.
- Merrill, W. & Cowling, E.B., 1966.** Nitrogen in wood and its role in wood deterioration. *Can. J. Bot.* **44**: 1539-1554.
- Mitchell, M.J., & Parkinson, D.,1976.** Fungal feeding of oribatid mites (acari: Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. *Ecology* **57**: 302-312.
- Muller, R.N., Kalisz, P.J. Kimmerer, T.W., 1987.** Intraspecific variation in production of astringent phenolics over a vegetation resource availability gradient. *Oecol.* **72**: 211-215.
- Newell, K., 1984.** Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under stika spruce: distribution, abundance and selective grazing. *Soil Biol. Biochem.* **16** (3): 227-233.
- Parkinson, D., 1982.** Functional relationships between soil organisms. In: Lebrun, Ph., et al., eds., *New trends in soil biology.*, 8th Int Coll. *Soil Zool* p.153-165.
- Parkinson, D., 1988.** Linkage between resource availability, microorganisms and soil invertebrates. *Agriculture, Ecosystems and Environnement.* **24**: 21-32.
- Parkinson, D., Visser, S., Whittaker, J.B., 1979.** Effect of collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter. *Soil Biol. Biochem.* **11**: 529-535.
- Persson, T., 1983.** Influence of soil animal on nitrogen mineralization in a northern Scots pine forest. In: Lebrun, Ph., et al., eds., *New trends in soil biology.*, 8th Int Coll. *Soil Zool* p. 117-126.
- Persson, T., 1989.** Role of soil animals in C and N mineralization. *Plant and Soil* **115**: 241-245.
- Pherson D.A & Beattie, A.J., 1979.** Fungal loads of invertebrates in beech leaf litter. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* **16**: 325-335.
- Rayner, A.D.M. & Boddy, L., 1988.** *Fungal decomposition of wood: Its Biology and Ecology.* Willey-Interscience Pub. Chichester. 587pp.
- Sauter, J.J., van Cleve, B., Wellenkamp, S., 1989.** Ultrastructural and biochemical results

on the localization and distribution of storage proteins in a poplar tree and twigs of other tree species. *Holzforschung* **43** (1): 1-6.

- Scheffer, T. and Cowling, E.B., 1966.** Natural resistance of wood to microbial deterioration. *Ann. Rev. Phytopathology* **4**: 147-170.
- Seastedt, T.R., 1984.** The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Ann. Rev. Entomol.* **29**:25-46.
- Seastedt, T.R., James, S.W. & Todd, T.C., 1988.** Interactions among soil invertebrates, microbes and plant growth in the tallgrass prairie. *Agriculture, Ecosystems and Environnement.* **24**: 219-228.
- Shields, J.A., Paul, E.A., Lowe, W.E. and Parkinson, D., 1973.** Turnover of microbial tissues in soil under field conditions. *Soil Biol. Biochem.* **5**: 753-764.
- Statt, D.E., Kassim, G., Jarrell, M., Martin, J.P. & Haider, K., 1983.** Stabilisation and incorporation into biomass of specific plant carbons during biodegradation in soil. *Plant and Soil* **70**:15-26.
- Swift, M.J., 1976.** Species diversity and structure of microbial communities. In: *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*, eds. J.M. Anderson and A. Macfaden, Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 185-222.
- Swift, M.J., O.W. Heal & J.M. Anderson 1979.** The influence of resource quality on decomposition processes. In: Anderson, D.J., Greig-Smith, P. & Pitelka, F.A., eds., *Studies in Ecology vol. 5, Decomposition in Terrestrial Ecosystems*, University of California Press, Bekeley.
- Tate, R.L. 1987.** *Soil organic matter: Biological and Ecological Effects.* Willey-interscience pub. New York 291pp.
- Tisdall, J.M. & Oades, J.M., 1982.** Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J. Soil Sci.* **34**:141-163.
- Touchot, F., Kilbertus, G., et Vanier, G., 1982.** Rôle d'un collembole (*Folsomia candida*) au cours de la dégradation des litières de charmes et de chênes, en présence ou absence d'argile. In: Lebrun, Ph., et al., eds., *New trends in soil biology.*, 8th Int Coll. Soil Zool., pp. 269-280.
- Verhoef, H.A. & Brussard, L., 1990.** Decomposition and nitrogen mineralization in natural and agro-ecosystems: the contribution of soil animals. *Biogeochemistry* **11**: 153-174
- Visser, S., 1985.** Role of soil invertebrates in determining the composition of soil microbial community. In: Fitter, A.H. ed., *Ecological Interaction in Soil.* Blackwell scientific publication, York Univ., U.K. pp. 296-317.
- Winter, J.P., Voroney, R.P., Ainsworth, D.A., 1990.** Soil microarthropods in long-term no-tillage and conventional tillage corn production. *Can. J. Soil Sci.*, **70**:641-653.

Witkamp, M., and Frank, M.L., 1970. Effect of temperature, rainfall, and fauna on transfer of Cesium-137, K, Mg and mass in consumer-decomposer microcosms. *Ecology*, **51**:465-474.

décembre 1993
tiré-à-part
AGROSOL
vol. 6 (2)
pp 36-43

Le Groupe de Coordination sur les Bois Raméaux

Département des Sciences du Bois et de la Forêt

Faculté de Foresterie et de Géomatique

Université Laval

Québec G1K 7P4

QUÉBEC

Canada

publication n° 80

courriel:

gilles.lemieux@sbf.ulaval.ca

<http://forestgeomat.for.ulaval.ca/brf>

FAX 418-656-3177

tel. 418-656-2131 poste 2837

ISSN 0840-9900